# 影響碳水化合物自玉米穗軸轉移至子粒因素之研究
## 3. 果穗上、下位子粒於充實期間之糖類濃度與代謝酵素活性變化[1]

林淑雰[2]　　劉大江[2]

**摘要**：本試驗以單雜交玉米臺351號與臺農育365號爲材料，兩者具相同母本及不同父本，且後者子粒充實性優於前者，於1986及1987年秋作進行田間試驗，在吐絲後連續針對果穗上位（自穗基算起之80～90%長度）及下位（20～30%）子粒與穗軸髓部組織取樣，分析糖類組成及數個與蔗糖代謝及澱粉合成有關酵素之活性，以瞭解基因型間與著生部位間子粒充實性差異的原因，供爲進一步探討碳水化合物自玉米穗軸轉移至子粒因素研究之基礎。子粒葡萄糖濃度自吐絲後7日（7DAS）起快速下降，蔗糖與可溶性糖濃度則以13～20 DAS 最高，但除蔗糖外，子粒充實初期之糖類組成均不足以說明充實能力或速率間的差異。上位子粒之 sucrose synthase 與 ADPG-PPase 活性多以臺農育365號較高，尤以後者之差異最爲明顯，且上位子粒之活性均低於下位子粒，但由於各部位子粒兩個酵素的活性遠超過因應子粒充實速率的需要，尚難定論與影響子粒充實的機制有關。吐絲後初期上、下位穗軸髓部的澱粉濃度高達46.7與29.4%，TNC（total nonstructural carbohydrates）濃度亦高達89.9與77.6%，其後雖然下降，但均以上位髓部較高，成熟期髓部 TNC 濃度維持於20%以上，顯示碳水化合物可順利供應至穗軸，而由穗軸轉移至子粒的過程最可能影響子粒充實性狀。本試驗亦分析果穗髓部 sucrose synthase、ADPG-PPase 與 invertase 活性，認爲除對吐絲後初期之澱粉累積具重要性外，穗軸三個酵素對碳水化合物轉運及子粒充實並不具有特殊意義。

**關鍵詞**：玉米、子粒充實、醣類代謝、酵素活性。

瞭解玉米果穗上位子粒充實度不如下位子粒的生理機制，有助於謀求提高果穗粒數與平均粒重的方法[8,9]，是近年來頗重視的研究課題。目前多數的研究報告認爲雖然子粒之間有相互競爭作用，但生產碳水化合物的供源能力並不是限制上位子粒充實的主要因子[2,16,22]。發育中玉米子粒獲取碳水化合物的過程極爲複雜，依據 Porter *et al.*[15]的報告，碳水化合物是以蔗糖形態經由穗軸維管束末梢轉運至子粒基部之 pedicel 部位，再於 placento-chalazal 細胞內爲 acid invertase（酸性蔗糖分解酵素）水解爲單醣，進入胚乳基部轉運細胞（basal endosperm transfer cell）後重行合成蔗糖，再於子粒內繼續轉移或進行以澱粉爲最終產物之代謝作用。如果能對穗軸-pedicel組織一子粒流程中的醣類組成及其代謝作用詳加探討，必將有助於瞭解玉米子粒的充實特性及其限制因子。

在玉米不同部位子粒的醣類分析方面，Tollenaar and Daynard[22]指出上位子粒可溶性糖之濃

1. 臺灣省農業試驗所　研究報告第 1652 號。本項研究承行政院國家科學委員會補助部份經費（計畫編號 NSC76-0409-B-055-05 及 NSC77-0409-B-055-04），本所農藝系玉米研究室提供臺育 365 號玉米種子，謹致謝意。
2. 本所農藝系約僱技術員及研究員。臺灣省　臺中縣　霧峰鄉。

度較下位子粒高或至少與其相等；但是子粒在充實期間的碳水化合物組成如何，是否可能產生不利的濃度梯階（concentration gradient）而影響轉流與代謝，則是另一個應加注意的問題。Ou-Lee and Setter[12]發現在授粉後7至19日之間，上位子粒的葡萄糖濃度較下位子粒爲高，但蔗糖濃度較低；Hanft *et al.*[9]在蔗糖濃度方面也有相同的報告。換言之，上位子粒能否維持較高的蔗糖濃度，以因應澱粉合成之需，可能是影響充實程度的一項重要因素。

碳水化合物自穗軸轉運至子粒，最後合成澱粉，參與代謝作用的酵素很多，其中由穗軸維管束末梢至胚乳基部轉運細胞的過程中，可能以 acid invertase 最具關鍵性，有左右蔗糖是否能順利轉運至子粒的作用[6]。不過 Hanft and Jones[8]認爲不充實子粒 pedicel 部位 acid invertase 活性較低，也可能是受質（即蔗糖）濃度不足的結果，兩者間的因果關係尙不能完全確定。在胚乳的醣代謝酵素活性方面，Ou-Lee and Setter[12]曾經進行詳細的研究，指出在子粒充實初期，上位子粒的 acid invertase 活性不如下位子粒，在澱粉快速合成期間，下位子粒又具有較高的 sucrose synthase、ADP-glucose pyrophosphorylase（ADPG-PPase）及 insoluble ADP-glucose starch synthase 活性，並且認爲兩個部位子粒在發育早期即具有代謝潛能上的差異。

本研究室曾執行系列試驗，比較玉米果穗不同部位子粒的充實特性，使用之材料爲具相同母本與不同父本之單雜交種臺農351號及臺農育365號，且試驗涵蓋子粒充實全期，與其他學者的研究有所不同。試驗結果證實臺農育365號子粒充實度優於臺農351號，尤以上位子粒最具差異[1]，而且玉米植株的葉片供源能力不是限制子粒充實的成因[2]。本文比較兩個單雜交種上、下位子粒在充實全期的醣類濃度變化，又鑑於蔗糖在澱粉合成作用中扮演重要角色，故對其相關代謝酵素活性予以分析，所得結果應可用爲探討玉米子粒充實生理的參考資料。

## 材料與方法

採用玉米單雜交種臺農351號（Tainung 351，TNG351）與臺農育365號（Tainung Yu 365，TNGY 365）爲材料，於1986與1987年秋作在臺中縣霧峰鄉本所農場進行試驗，播種時間分別爲9月3日與8月22日，兩個年度之栽培方法相同。栽培時之行株距均爲80×20cm，合每公頃62,500株，播種時每穴播二粒種子，出土後間拔留一株。小區面積40m$^2$，行長5m，採用逢機完全區集設計，重複四次。肥料用量爲 N：$P_2O_5$：$K_2O$＝200：100：90kg/ha，其中氮肥（硫酸銨）之40％與半量之磷肥（過磷酸鈣）及鉀鈣（氯化鉀）各於播種時以基肥及於齊膝期以追肥施用，其餘20％氮肥於播種後約45日用爲第二次追肥。播種後施用萌前殺草劑 Primextra（3.5 l a.i./ha）防治雜草，並視需要防治病蟲害；植株生長至齊膝期後行中耕培土一次。

於田間將同日吐絲之玉米植株標幟，並自吐絲期開始定期取樣，至收穫期（1986與1987年分別爲吐絲後71與66日）爲止，尤其著重吐絲後10至35日間之調查，每3至5日取樣一次。本項試驗係由四個重複中採用固定之三個重複進行取樣，每次自每小區逢機選取標幟植株6株之果穗，再依其長度區分，由基部算起，採用20～30％及80～90％部份材料，分別定義爲下部（basal）與上部（apical）組織，在4°C條件下將子粒與穗軸區分，1987 年試驗並將穗軸髓部分離，供爲分析用樣品。

上述上、下位子粒與穗軸經區分後，取適量以液態氮冷凍後再冷凍乾燥，用以分析葡萄糖、蔗糖、可溶性糖、澱粉及非構造性碳水化合物（total nonstructural carbohydrates，TNC）濃度。醣類分析係將冷凍乾燥及磨粉（40目篩）之樣品以80％乙醇萃取後分析可溶性糖，葡萄糖依 glucose oxidase-peroxidase 方法[20]而蔗糖係依 invertase 分解法[12]分析，澱粉及 TNC 則以 takadiastase 水解法[21]分析。酵素活性測定係以新鮮材料爲樣品，使用之萃取液組成與 Ou-Lee and Setter[12]之報告相同，僅將 DTT 濃度由 1 mM 增高爲 5 mM。鹼性 invertase 活性仿 Ou-Lee and Setter[12]方法而 sucrose synthase 與 ADPG-PPase 係仿照 Rufty *et al.*[19]及 Ou-Lee and Setter[12]方

法分析。

上述各項分析及調查均重複三次，所得數據經變方分析後，以 Duncan's New Multiple Range Test 測定差異顯著性。由於兩個年度試驗結果的趨勢相同，本文係以1986年試驗之資料爲主提出報告。

## 結　果

臺農351號及臺農育365號玉米上、下位子粒在整個充實期間的葡萄糖濃度與含量變化列於表1；一般而言，濃度均以吐絲後7日（7 DAS）之第一次分析時最高，介於417與757$\mu$mol/gdw之間，隨後急劇下降，自13 DAS 起降幅趨緩，27 DAS 起維持穩定之低濃度，約爲100$\mu$mol/gdw 左右，直至成熟。在兩個基因型的上位子粒間進行比較，10DAS 之前以臺農育365號爲高，尤以7DAS 時的差距高達64.6%，但其後反以臺農351號較高，至42 DAS 以後之差異則不顯著。下位子粒的表現相似，臺農育365號在16 DAS 以前的濃度較高，但在27 DAS 之後則多低於臺農351號。同一基因型內以上位子粒的葡萄糖濃度高於下位子粒的葡萄糖濃度，尤其以30 DAS 之前的差異最爲顯著。經由計算子粒乾物重與葡萄糖濃度乘積所得葡萄糖含量的變化趨勢，與濃度表現有顯著的不同；由表1得知，葡萄糖含量隨之發育而持續增加，自 13DAS 至71 DAS 期間之增幅可達11～16倍。雖然臺農育365號上、下位子粒的葡萄糖含量在部份取樣期分別較臺農351號上、下位子粒爲高，但在部份取樣期之差異則未達顯著水準，兩者交疊出現，未能表現持續性的高低趨勢。

Table 1. Comparison of concentration and content of glucose between apical and basal kernels of developing Tainung 351 and Tainung Yu 365 maize hybrids (Fall crop, 1986)

| Hybrid | Position of Kernel | Days after Silking | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 7 | 10 | 13 | 16 | 20 | 24 | 27 | 30 | 35 | 42 | 48 | 71 |
| | | $\mu$mol/gdw | | | | | | | | | | | |
| Tainung 351 | Apical | 460c[1] | 410b | 249a | 262a | 252a | 192a | 131a | 130a | 97a | 85b | 110a | 92ab |
| | Basal | 417d | 263d | 131d | 138d | 142c | 142c | 100c | 105b | 89b | 94a | 101b | 94a |
| Tainung Yu 365 | Apical | 757a | 510a | 193b | 194b | 193b | 152b | 109b | 107b | 79c | 84b | 110a | 88bc |
| | Basal | 619b | 360c | 167c | 151c | 147c | 134c | 94d | 99b | 75c | 85b | 96c | 85c |
| | | $\mu$mol/kernel | | | | | | | | | | | |
| Tainung 351 | Apical | | | 1.4b | 1.8c | 3.1c | 3.2d | 4.9c | 8.0b | 8.8b | 10.8c | 17.2c | 16.6c |
| | Basal | | | 1.7ab | 2.5b | 5.1b | 9.8b | 10.1a | 12.4a | 14.9a | 20.2a | 25.3a | 26.9a |
| Tainung Yu 365 | Apical | | | 1.5b | 2.4b | 3.9bc | 5.9c | 7.2b | 9.8b | 9.3b | 13.1b | 20.2b | 18.8b |
| | Basal | | | 2.4a | 4.4a | 7.0a | 11.9a | 10.8a | 14.4a | 15.3a | 20.8a | 26.1a | 26.9a |

1 Means followed by the same letter within each column are not significantly different at $\alpha$=0.05 by Duncan's New Multiple Range Test.

在子粒的蔗糖濃度方面，共同的變化趨勢是自吐絲後濃度快速升高，上位子粒於16 DAS 達到高峰（538～622$\mu$mol/gdw），下位子粒以13 DAS 最高（797～847$\mu$mol/gdw），以上位子粒到達最高濃度的時間較晚，其值亦低於下位子粒；蔗糖濃度隨後明顯降低，在35 DAS 之維持於100$\mu$mol/gdw 左右（表2）。臺農育365號上位子粒在16 DAS 以前之濃度多較臺農351號爲高，但24～30 DAS 期間反而較低，在子粒充實後期之差異多不顯著。下位子粒蔗糖濃度在 13～30 DAS 期間以臺農育365號爲，其後則多未顯示基因型間的差異。臺農育365號上位子粒的蔗糖含量於 35 DAS 以前較臺農351號高，下位子粒方面，則兩個基因型在不同充實階段互有高低，或無顯著差異（表2），並未表現一定的趨向。綜合而言，下位子粒的蔗糖含量較上位子粒高，成熟期的含量又明顯下降，且以臺農351號高於臺農365號。

Table 2. Comparison of concentration and content of sucrose between apical and basal kernels of developing Tainung 351 and Tainung Yu 365 maize hybrids (Fall crop, 1986)

| Hybrid | Position of Kernel | Days after Silking | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 7 | 10 | 13 | 16 | 20 | 24 | 27 | 30 | 35 | 42 | 48 | 71 |
| | | μmol/gdw | | | | | | | | | | | |
| Tainung | Apical | 206c[1] | 405b | 522d | 538c | 531a | 423a | 300a | 254a | 116b | 108a | 131a | 83a |
| 351 | Basal | 208c | 506a | 847a | 645a | 423b | 347b | 266c | 179b | 95c | 98a | 122ab | 68b |
| Tainung | Apical | 262a | 438b | 609c | 622a | 514a | 314c | 287b | 185b | 131a | 106a | 118ab | 33c |
| Yu 365 | Basal | 252b | 511a | 797b | 587b | 416b | 282d | 198d | 161c | 110b | 102a | 109b | 37c |
| | | μmol/kernel | | | | | | | | | | | |
| Tainung | Apical | | | 3.0b | 3.8d | 6.6d | 7.0c | 11.3d | 15.7b | 10.5c | 13.7b | 20.5b | 14.9b |
| 351 | Basal | | | 11.0a | 11.5b | 15.2b | 23.8a | 26.7a | 21.1ab | 15.9b | 21.0a | 30.5a | 19.5a |
| Tainung | Apical | | | 4.6b | 7.8c | 10.5c | 12.2b | 18.8c | 16.9b | 15.5b | 16.5b | 21.6b | 7.1d |
| Yu 365 | Basal | | | 11.2a | 16.9a | 19.9a | 25.0a | 22.7b | 23.5a | 22.4a | 24.9a | 29.6a | 11.7c |

1 Means followed by the same letter within each column are not significantly different at $\alpha=0.05$ by Duncan's New Multiple Range Test.

玉米子粒可溶性糖濃度的變化趨勢（表3）與蔗糖相似，自 7 DAS 起升高，上位子粒在10～16 DAS 而下位子粒在10～13 DAS 維持最高濃度，約介於25～30%之間；其後濃度下降，35 DAS 以後維持於5%左右。在上位子粒充實初期（13 DAS 以前），可溶性糖濃度略以臺農育365號較高，20 DAS 以後則多低於臺農351號；下位子粒也有相似的表現，20 DAS 之前臺農365號具有較高之可溶性糖濃度，24 DAS 之後則以臺農351號較高，或無顯著差異（表3）。

澱粉濃度自吐絲後持續升高，上位子粒濃度之直線上升期爲 20～35 DAS，下位子粒爲10～30 DAS，除充實初期及後期外，下位子粒澱粉濃度並高於上位子粒，兩個基因型的表現一致（表3）。臺農351號與臺農育365號下位子粒的澱粉濃度在整個充實過程中均無顯著差異，上位子粒則除 20～35 DAS 期間以臺農351號較低外，其他時期的濃度亦相接近（表3）。

Table 3. Comparison of total sugar and starch concentration (%, dry basis) between apical and basal kernels of developing Tainung 351 and Tainung Yu 365 maize hybrids (Fall crop, 1986)

| Hybrid | Position of Kernel | Days after Silking | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 7 | 10 | 13 | 16 | 20 | 24 | 27 | 30 | 35 | 42 | 48 | 71 |
| | | Total Sugar | | | | | | | | | | | |
| Tainung | Apical | 21.7b[1] | 27.5a | 24.6b | 27.2a | 22.4a | 18.7a | 12.7a | 13.3a | 6.4ab | 6.6a | 6.6a | 5.1a |
| 351 | Basal | 20.0c | 24.1b | 25.0b | 22.6b | 17.2d | 15.2b | 11.5a | 8.6bc | 5.9bc | 5.4c | 6.5ab | 4.1ab |
| Tainung | Apical | 22.7a | 29.6a | 27.5a | 26.0a | 21.5b | 16.1b | 12.7a | 9.6b | 6.7a | 6.0b | 6.4ab | 3.5b |
| Yu 365 | Basal | 21.6b | 27.4a | 28.1a | 20.0b | 18.0c | 13.1c | 9.1b | 8.4c | 5.7c | 4.9d | 6.0b | 3.4b |
| | | Starch | | | | | | | | | | | |
| Tainung | Apical | 8.7b | 9.5b | 13.6b | 16.7b | 20.4c | 31.7c | 48.8c | 53.2b | 63.0b | 69.8b | 69.6a | 70.9a |
| 351 | Basal | 10.6a | 11.9a | 17.8a | 28.8a | 43.3a | 53.7a | 63.1a | 69.3a | 72.0a | 74.1a | 72.6a | 73.8a |
| Tainung | Apical | 9.8ab | 10.7ab | 13.8b | 16.5b | 25.5b | 45.0b | 54.7b | 57.1b | 70.7a | 67.8b | 68.1a | 73.6a |
| Yu 365 | Basal | 11.0a | 12.0a | 17.2a | 30.0a | 42.4a | 56.1a | 64.5a | 69.8a | 70.0a | 73.2a | 71.8a | 72.5a |

1 Means followed by the same letter within each column are not significantly different at $\alpha=0.05$ by Duncan's New Multiple Range Test.

玉米子粒中 sucrose synthase 活性如以 μmol/gdw/min 單位表示，其一般變化係自10或13 DAS 起快速上升，約於24～42 DAS 期間維持高活性之穩定狀態，其值多在1.30～1.60 μmol/gdw/min 之間，48 DAS 時降低至1.0 μmol/gdw/min 左右，但至71 DAS 子粒完全成熟時，並未再明顯降低（表4）。臺農351號上位子粒 sucrose synthase 活性除於13與16 DAS 較臺農育365號上位子粒低外，其餘時期之差異均不顯著；在下位子粒方面，亦僅以13、24、27及71 DAS 時期之臺農351號活性較低（表4）。換言之，兩個基因型間之差異並未表現一定的趨勢。Sucrose synthase 活性如以 μmol/gdw/min 單位表示，亦於42 DAS 以前持續上升後明顯下降（表4）。臺農351號品種上位子粒在16～30 DAS 期間及下位子粒在13～27 DAS 期間之活性均低於臺農育365號，亦即基因型間的差異較為一致與顯著（表4）。

Table 4. Comparison of sucrose synthase activity between apical and basal kernels of developing Tainung 351 and Tainung Yu 365 maize hybrids (Fall crop, 1986)

| Hybrid | Position of Kernel | Days after Silking 7 | 10 | 13 | 16 | 20 | 24 | 27 | 30 | 35 | 42 | 48 | 71 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | μmol/gdw/min | | | | | | | | | | | |
| Tainung | Apical | 0.56a[1] | 0.57a | 0.39d | 0.95b | 1.06a | 1.46ab | 1.58a | 1.55a | 1.54a | 1.35a | 0.97a | 0.89b |
| 351 | Basal | 0.52a | 0.50ab | 0.62b | 1.06a | 1.39a | 1.27b | 1.25b | 1.56a | 1.38a | 1.34a | 1.00a | 0.89b |
| Tainung | Apical | 0.54a | 0.58a | 0.49c | 1.11a | 1.32a | 1.58a | 1.47ab | 1.44a | 1.45a | 1.49a | 0.95a | 0.93b |
| Yu 365 | Basal | 0.54a | 0.44b | 0.87a | 1.30a | 1.26a | 1.60a | 1.59a | 1.38a | 1.34a | 1.42a | 1.02a | 1.07a |
| | | μmol/kernel/min | | | | | | | | | | | |
| Tainung | Apical | | | 2b | 7b | 13b | 24c | 59c | 96b | 140b | 171c | 152b | 160c |
| 351 | Basal | | | 8ab | 19b | 50a | 87b | 126b | 184a | 231a | 288ab | 250a | 255b |
| Tainung | Apical | | | 4b | 14b | 27b | 61b | 96b | 131b | 171b | 232b | 174b | 199bc |
| Yu 365 | Basal | | | 12a | 37a | 60a | 142a | 182a | 201a | 273a | 347a | 277a | 339a |

1 Means followed by the same letter within each column are not significantly different at $\alpha=0.05$ by Duncan's New Multiple Range Test.

表5為1986年試驗 ADPG-PPase 活性在玉米子粒充實過程中的變化，如考慮兩個基因型上、下位子粒的共同表現，在以 μmol/gdw/min 為單位的條件下，均自吐絲後快速上升，至20 DAS 達到高峰，其值介於 3.22～4.66 μmol/gdw/min 之間，隨後活性急劇下降，至 48 DAS 時僅及0.38～1.10 μmol/gdw/min，子粒成熟期的活性甚低，均在0.30 μmol/gdw/min 以下。在13～48 DAS 期間，亦即子粒最主要充實階段，臺農351號上位子粒的活性持續低於臺農育365號上位子粒；在下位子粒方面，臺農育365號在13～20 DAS 較臺農351號為高，但在42～48 DAS 則較低，其他取樣時間的差異未達顯著水準（表5）。如果以 μmol/kernel/min 表示 ADPG-PPase 的活性，兩個基因型玉米上、下子粒的活性於吐絲後逐漸增加，以 35 DAS 時最高，成熟期的下降極為顯著，較高活性降低達4～18倍（表5）。臺農育365號品系上位子粒在 16～42 DAS 的活性顯著高於臺農351號，下位子粒在 13～24 DAS 也有相同的表現。綜合而言，此一酵素的活性以下位子粒較上位子粒為高，及臺農育365號較臺農351號為高，趨勢頗為一致。

Table 5. Comparison of ADPG pyrophosphorylase activity between apical and basal kernels of developing Tainung 351 and Tainung Yu 365 maize hybrids (Fall crop, 1986)

| Hybrid | Position of Kernel | Days after Silking | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 7 | 10 | 13 | 16 | 20 | 24 | 27 | 30 | 35 | 42 | 48 | 71 |
| | | μmol/gdw/min | | | | | | | | | | | |
| Tainung | Apical | 0.45a[1] | 0.54a | 0.96d | 1.25c | 3.22d | 2.70c | 2.23c | 2.37c | 1.69d | 0.93c | 0.39c | 0.23a |
| 351 | Basal | 0.44a | 0.64a | 1.72b | 1.93b | 4.23b | 4.17a | 3.82a | 3.73a | 3.27a | 2.28a | 1.10a | 0.12b |
| Tainung | Apical | 0.44a | 0.55a | 1.37c | 1.76b | 3.64c | 3.70b | 3.24b | 2.96b | 2.10c | 1.44b | 0.59b | 0.14ab |
| Yu 365 | Basal | 0.48a | 0.68a | 2.05a | 2.35a | 4.66a | 4.55a | 3.96a | 3.79a | 2.64b | 1.69b | 0.38c | 0.19ab |
| | | μmol/kernel/min | | | | | | | | | | | |
| Tainung | Apical | | | 6c | 9d | 40d | 45d | 84c | 146c | 154c | 118d | 61b | 41b |
| 351 | Basal | | | 22b | 34b | 152b | 287b | 384a | 439a | 547a | 490a | 275a | 34b |
| Tainung | Apical | | | 10c | 22c | 74c | 144c | 213b | 270b | 248b | 224c | 108b | 30b |
| Yu 365 | Basal | | | 29a | 68a | 223a | 404a | 453a | 553a | 538a | 413b | 103b | 60a |

1 Means followed by the same letter within each column are not significantly different at $\alpha=0.05$ by Duncan's New Multiple Range Test.

1987年試驗有關玉米子粒 ADPG-PPase 活性的資料列於表6，係以 μmol/kernel/min 爲單位表示；兩個年度試驗所得活性數值雖略有差異，但其表現趨向則非常相近，例如臺農育365號上位子粒在13～45 DAS 及下位子粒在10～27 DAS 期間的活性均顯著較臺農351號爲高，且下位子粒的活性亦持續超過上位子粒；此外，1986年試驗中臺農育365號上位子粒最高活性爲臺農351號上位子粒最高活性之1.85倍，兩者分別發生於30與35 DAS（表5），而1987年試驗臺農育365號上位子粒最高活性爲351號之1.37倍，兩者均發生於 34 DAS（表6），兩個年度的高峰活性的時間相同。

Table 6. Comparison of ADPG pyrophosphorylase activity between apical and basal kernels of developing Tainung 351 and Tainung Yu 365 maize hybrids (Fall crop, 1987)

| Hybrid | Position of Kernel | Days after Silking | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 3 | 10 | 13 | 16 | 20 | 24 | 27 | 30 | 34 | 40 | 45 | 66 |
| | | nmol/kernel/min | | | | | | | | | | | |
| Tainung | Apical | — | 7c[1] | 11d | 13d | 27d | 35d | 70d | 157c | 175d | 115c | 70c | 27a |
| 351 | Basal | — | 19b | 29b | 46b | 109b | 226b | 357b | 442a | 466a | 215a | 166a | 38a |
| Tainung | Apical | — | 9c | 21c | 36c | 62c | 123c | 183c | 208b | 239c | 178b | 104b | 31a |
| Yu 365 | Basal | — | 24a | 39a | 69a | 152a | 382a | 499a | 414a | 397b | 219a | 177a | 44a |

1 Means followed by the same letter within each column are not significantly different at $\alpha=0.05$ by Duncan's New Multiple Range Test.

本試驗除以玉米子粒爲樣品外，同時針對臺農351號品種穗軸之髓部進行部份分析，所得之澱粉與非構造性碳水化合物（TNC）之濃度資料列於表7。上、下位穗軸髓部的澱粉濃度以 3 DAS 第一次取樣時最高，分別爲46.7及24.9%，前者幾爲後者之兩倍；此一濃度隨後下降，自20 DAS 起的變化幅度即大爲縮小。上位穗軸髓部在3～16DAS及34～66DAS 兩者時期均具有較下位穗軸髓部顯著爲高的澱粉濃度，成熟期上、下位穗軸之值分別爲10.3及4.4%。在 TNC 濃度方面，上、下位穗軸髓部呈現自吐絲後至成熟期連續下降的趨勢，3～16 DAS 期間上位髓部的濃度介於60.4～89.9%，下位髓部介於55.2～77.6%，27～66 DAS 期間上位髓部的濃度爲37.4～61.1%，下位髓部爲19.3～44.2%，於同一取樣期比較，均以上位穗軸髓部爲高（表7）。

Table 7. Comparison of concentrations of starch and total nonstructural carbohydrates (%, dry basis) between apical and basal portions of pith segments of Tainung 351 maize cob (Fall crop, 1987)

| Position of Kernel | Days after Silking | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 3 | 10 | 13 | 16 | 20 | 24 | 27 | 30 | 34 | 45 | 66 |
| | Starch | | | | | | | | | | |
| Apical | 46.7a[1] | 33.5a | 28.6a | 15.7a | 10.0a | 7.3a | 8.9a | 10.9a | 12.8a | 9.6a | 10.3a |
| Basal | 29.4b | 21.4b | 11.4b | 10.8b | 8.6a | 5.8b | 6.7a | 11.3a | 9.7b | 4.6b | 4.4b |
| | TNC | | | | | | | | | | |
| Apical | 89.9a | 80.3a | 65.2a | 60.4a | 53.3a | 55.8a | 50.3a | 61.1a | 50.9a | 44.3a | 37.4a |
| Basal | 77.6b | 74.3b | 57.1b | 55.2b | 51.6a | 53.6a | 44.2b | 40.8b | 38.4b | 26.3b | 19.3b |

1 Means followed with the same letter within each column of a category are not significantly different at $\alpha=0.05$ by Duncan's New Multiple Range Test.

臺農351號上、下位穗軸髓部在子粒充實期間數種與醣類代謝有關酵素的活性示於表8；髓部 ADPG-PPase 活性低於子粒同一酵素的活性，變化趨勢亦有不同，其活性以吐絲後初期最高，20～34 DAS 期間則低而穩定；上位髓部的活性在3～10與27～34 DAS 兩個時期較下位髓部爲高。在 invertase 方面，上位髓部的活性以吐絲後初期最高，在90 nmol/gfw/min 以上，27 DAS 以前維持於50 nmol/gfw/min 左右，明顯超過下位髓部，在所有的取樣中，只有30 DAS 的部位間差異未達顯著水準。（表8）。Sucrose synthase 的表現相似，3 DAS 時之活性在630 nmol/gfw/min 以上，其後雖然降低，但20 DAS 出現另一高峰，活性約爲 300～400 nmol/gfw/min ，以上、下部位間比較，在20 DAS 以後以上位髓部較高（表8）。綜合三個酵素的表現，共同點均以吐絲後早期即具有最高的活性，隨著子粒發育及充實，活性反而降低，在多數取樣中並以以上位髓部的活性較高。

Table 8. Changes in activties (nmol/gfw/min) of ADPG pyrophosphorylase, invertase and sucrose synthase between apical and basal portions of pith segments of Tainung 351 maize cob (Fall crop, 1987)

| Hybrid | Position of Kernel | Days after Silking | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 3 | 10 | 13 | 16 | 20 | 24 | 27 | 30 | 34 | 45 |
| ADPG pyro- | Apical | 523a[1] | 397a | 166b | 126a | 123a | 111b | 146a | 112a | 112a | nil |
| phosphorylase | Basal | 479b | 277b | 200a | 134a | 125a | 142a | 102b | 91b | 91b | nil |
| Invertase | Apical | 94a | 103a | 73a | 52a | 54a | 48a | 60a | 34a | 29a | 39a |
| | Basal | 28b | 62b | 45b | 28b | 31b | 20b | 27b | 27a | 18b | 15b |
| Sucrose | Apical | 649a | — | 296a | 245a | 385a | 206a | 161a | 141a | 99a | 39 |
| Synthase | Basal | 636a | 462 | 305a | 236a | 311b | 112b | 112b | 78b | 24b | nil |

1 Means followed the same letter within a row of an individual category are not significantly different at $\alpha=0.05$ by Duncan's New Multiple Range Test.

## 討　論

玉米上、下位子粒間醣類組成及代謝酵素活性具有相當的差異[9,12,13,22]，但是有關基因型間的比較則甚爲少見；本試驗以具有相同母本及不同父本之單交種臺農351號及臺農育365號爲材料，後者上、下子粒之充實性狀均優於前者[1]，主要目的在比較基因型間的異同，尤其著重上位子粒的表現，而以上、下位間的比較爲輔。

玉米子粒在吐絲後約20日內爲細胞分裂與體積快速膨大期[5]，臺農351號及臺農育365號上位子粒都具有極高的可溶性糖濃度（表1～3），但是基因型間的差異卻未顯示一定趨向，其中葡萄糖濃度以

第一次取樣（7 DAS）最高，其後急速下降，與 Ou-Lee and Setter[12]的報告相同，但與 Hanft *et al.*[9]的結果有異；臺農育365號上位子粒在10 DAS 以前之葡萄糖濃度較臺農351號爲高，13～30日期間反而較低（表1），並不能與子粒鮮重及乾重的變化（臺農育365號持續較高）[1]相符合，而同一基因型內又以上位子粒的濃度超過下位子粒，推測較高的葡萄糖濃度並不能反應較高的子粒充實速率；在這一方面，Hanft *et al.*[9]也有類似的報告。事實上，碳水化合物是以單醣型態進入胚乳後，再合成蔗糖[15]，換言之，葡萄糖等單糖能否有效的被合成爲蔗糖，以維持較高之蔗糖濃度，可能與子粒充實的關係更爲直接。

至於臺農351號及臺農育365號上位的蔗糖濃度（表2），以13～16 DAS 最高，與 Ou-Lee and Setter[12]及 Tsai *et al.*[23]的報告相同，但亦異於 Hanft *et al.*[9]的試驗結果。Ou-Lee and Setter[12]指出玉米子粒在授粉後7～19日間，下位子粒具有較高的蔗糖濃度，而這些蔗糖主要貯存於液泡（vacuole），透過滲透壓的改變促使水分內移，有助於細胞膨大；本試驗中在16 DAS 以前以臺農育365號上位子粒的蔗糖濃度高於臺農351號，可能在導致細胞膨大方面具有相同意義。於同一基因型內的上、下位子粒間比較，則臺農351號與臺農365號下位子粒蔗糖濃度在10～13 DAS 均顯著較上位子粒爲高，20 DAS 以後較低，推測與下位子粒快速充實發生時間[1]與澱粉累積（表3）較早及將蔗糖用於澱粉之合成有關。

不論基因型與子粒著生部位，葡萄糖、蔗糖與可溶性糖濃度均於 13～16 DAS 或更早開始快速下降，而澱粉濃度亦於同一時間開始快速上升，顯示子粒醣類的利用方式及代謝作用有所轉變。Sucrose synthase 活性（以 nmol/gfw/min 或 nmol/kerne/min單位表示）自10～13 DAS 起上升，約於24～42 DAS 間維持高活性之穩定狀態（表4），而同一期間蔗糖由最高濃度下降至最低穩定濃度（表2），子粒充實速率亦於 30 DAS 左右達到高峰[1]，因此推論sucrose synthase 係以分解蔗糖的方式促進澱粉合成，Chourey and Nelson[3]及 Preiss[17]對此一酵素之作用都曾有相同的報告。至於另一個與蔗糖分解有關的酵素 invertase 雖然也存在於發育中的玉米子粒，但是被認爲主要影響醣類自 pedicel 組織轉移至胚乳基部轉運細胞，對胚乳內蔗糖代謝的重要性可能並不如 sucrose synthase[4,7]。本試驗中臺農育365號上位子粒之 sucrose synthase 活性僅於13及16 DAS 高於臺農351號上位子粒，而且上、下位子粒在多數取樣期具有相近的活性（表4），亦即未能表現基因型間及部位間的差異；由於本試驗所得測得 sucrose synthase 活性遠超過子粒充實（主要爲澱粉累積）速率的需求，以子粒具最高充實速率的 30 DAS 爲例，活性爲264～490 nmol/kernel/min，充實速率爲6.66～10.10nmol/kernel/min[1]，因此推測 sucrose synthase 活性並不是導致基因型間或部位間子粒充實差異的主要影響因子。

ADPG-PPase 與澱粉合成有密切關係，並具有調節性能[17]；在本試驗中，上、下子粒 ADPG-PPase 活性均於進入直線充實期後（約20～40 DAS）較高（表5～6），與 sucrose synthase 活性表現相同，均能與子粒累積乾物質的模式相配合，亦與 Ou-Lee and Setter[12]的結論相近。臺農育365號上位子粒於13～48 DAS 間的活性持續高於臺農351號上位子粒，下位子粒亦明顯高於上位子粒（表5～6），其差異程度並超過 sucrose synthase 的表現。基於前述之顯著差異性，及 ADPG-PPase 對澱粉合成有調節功能，似乎顯示此一酵素可能的關鍵作用，但是由於本試驗所測得之酵素活性能充份因應子粒充實（速率）需求，Ozbun *et al.*[14]亦曾指出在玉米子粒快速累積澱粉期間，ADPG-PPase 活性爲澱粉合成速率的4～8倍，此外，玉米子粒粗萃取液中含有 ADPG-PPase 的抑制物，如不將此酵素純化，常有低估其活性的可能；因此是否可以經由本試驗中 ADPG-PPase 活性分析確定其爲影響子粒充實的關鍵因子，仍然有待繼續研究。

碳水化合物能否順利的自葉片經葉鞘被轉運至穗軸，進而進入子粒，對子粒之充實亦極重要，本研究室曾於子粒發育全期分析葉鞘及果穗上、下位穗軸之糖類組成，認爲臺農育365號及臺農351號玉

米均有充足的供源能力，碳水化合物可順利的被轉運至穗軸頂端[2]，本試驗採用臺農351號上、下位穗軸髓部組織進行更詳細的分析，結果發現澱粉及 TNC 濃度均以吐絲後初期最高，其後維持下降趨勢，又以上位髓部的濃度顯著高於下位髓部，成熟期之 TNC 濃度高達20%以上（表7），再度確認碳水化合物供應至穗軸不為子粒充實的限制因子，與林與劉[2]及 Reed and Singletary[18]的結論相同。而上位髓部澱粉濃度高於下位髓部的現象是否表示蔗糖不能充份轉移至子粒，因而合成澱粉，亦為一值得注意的問題。

以往有關玉米完整穗軸或髓部醣代謝酵素活性的研究報告極為少見，本試驗分析髓部 ADPG-PPase 酵素活性，發現上位髓部在3～10及27～34 DAS 期間之活性較下位髓部為高，其他時期之差異多不顯著；由於髓部 ADPG-PPase 活性極低，僅為子粒活性之10%以下（表5與表8），而本試驗取樣方式又不能提供髓部澱粉累積速率資料，因此尚難據以判定此一酵素之活性是否足以影響澱粉累積之模式。同樣的，上位髓部組織的 invertase 活性雖然極顯著的高於下位髓部，但與 sucrose synthase 的絕對活性均低（表8），且上位穗軸蔗糖濃度較下位穗軸為高[2]，推測影響穗軸蔗糖濃度的因子在於源自葉片的轉運及轉移至子粒的速率，invertase 與 sucrose synthase 所扮演的角色可能並不重要。

雖然針對髓部組織兩種蔗糖代謝酵素與一種澱粉同化酵素活性的分析未能解釋髓部醣類濃度在子粒充實全期的變化，但髓部在吐絲後初期的澱粉濃度最高可達45%以上，顯示有旺盛的合成作用進行，此一時期的 invertase、sucrose synthase 與 ADPG-PPase 活性亦為最高，可能前二者同具水解蔗糖功能，後者促使澱粉合成。髓部澱粉濃度雖於子粒充實期間持續下降，但因為穗軸乾重自吐絲至成熟期的增加量可達15倍之多[11]，亦即澱粉含量並未減少，換言之，穗軸可充分供應蔗糖至發育中之子粒，無需仰賴分解澱粉而提高蔗糖供應量；不過穗軸除具轉運及暫時貯存碳水化合物能力外，並無其他重要生理功能，因此判斷穗軸髓部三個醣代謝酵素對玉米子粒充實並不具有特別的重要性。

最近 Reed and Singletary[18]證明玉米子粒充實如受阻礙，其可溶性糖濃度與正常子粒並無差異，數種植物荷爾蒙亦無明顯的作用，但穗軸可溶性糖濃度則低於對照處理，因此建議供源能力無虞，而子粒充實受限於控制碳水化合物自穗軸轉移至子粒的機制；本試驗亦獲致相同結論，並認為除蔗糖外，子粒充實初期之醣類組成不足以說明充實能力或速率的差異，有必要對子粒基部 pedicel 部位的醣類組成及代謝酵素活性做進一步的研究。Hanft *et al.*[9]即曾報告上位子粒或充實受阻子粒 pedicel 部位的可溶性糖濃度與 acid invertase 活性均較低，影響子粒充實，但其試驗僅進行至授粉後35日為止；本研究室亦曾以臺農育365號及351號玉米為材料試驗，分析 pedicel 部位碳水化合物組成及 invertase 與 sucrose synthase 活性在子粒充實全期的變化，發現基因型間與部位間的差異在子粒充實前期與充實後期有不同表現，提供更詳細的資訊，將另撰文提出報告。

## 參考文獻

1. 林淑雰、劉　清、劉大江。1990。影響碳水化合物自玉米穗軸轉移至子粒因素之研究1. 果穗上位與下位子粒之充實特性。中華農業研究39：29—37
2. 林淑雰、劉大江。1990。影響碳水化合物自玉米穗軸轉移至子粒因素之研究2. 子粒充實期間莖稈與穗軸醣類濃度的變化。中華農業研究39：38—46
3. Chourey, P. S. and O. E. Nelson. 1976. The enzymatic deficiency conditioned by the shrunken-1 mutation in maize. Biochem. Genet. 14：1041—1055.
4. Doehlert, D. C., and F. C. Felker. 1987. Characteriztion and distribution of invertase activity in developing maize (*Zea mays*) kernels. Physiol. Plant. 70：51—57.
5. Duffus, C. M., and M. P. Cochrane. 1982. Carbohydrate metabolism during cereal grain development. In：Tte Physiology and Biochimistry of Seed Development, Dormancy and Germination. Elsvier Press, Amsterdam. pp. 43—66.

6. Felker, F. C., and J. C. Shannon. 1980. Movement of 14 C-labeled assimilates into kernels of *Zea mays.* L. III. Anatomical examination and microautoradiographic study of assimilate transfer. Plant Physiol. 65 : 864—870.

7. Criffith, S. M., R. J. Jones, and M. L. Brenner. 1987. *In vitro* sugar transport in *Zea mays* L. kernels. I. Characteristics of sugar absorption and metabolism by developing maize endosperm. Plant Physiol. 84 : 467—471.

8. Hanft, J. M., and R. J. Jones. 1986. Kernel abortion in Maize. 1. Carbohydrate concentration patterns and acid invertase activity of maize kernels induced to abort *in vitro.* Plant Physiol. 81 : 503—510.

9. Hanft, J. M. R. J. Jones, and A. B. Stumme. 1986. Dry matter accumulation and carbohydrate concentration patterns of field-grown and *in vitro* cultured maize kernels from the tip and middle ear positions. Crop Sci. 26 : 568—572.

10. Hannah, L. C., and O. E. Nelson. 1975. Characterization of adenosine diphosphate glucose pyrophosphorylases from developing maize seeds. Plant Physiol. 55 : 297—302.

11. Liu, D. J. 1987. Physiological and cultural studies of field corn grown on paddy field in Taiwan. In : Proceedings of Sino-Japan Symposium on Production Technology of Dryland Food Crops in Paddy Field (S. C. Hsieh and D. J. Liu, eds) . Taichung Dist. Agric. Improv. Sta., Changhua.

12. Ou-Lee, T. M., and T. L. Setter. 1985. Enzyme activities of starch and sucrose pathways and growth of apical and basal maize kernels. Plant Physiol. 79 : 845—851.

13. Ou-Lee, T. M., and T. L. Setter. 1985. Effect of increased temperature in apical regions of maize ears on starch-synthesis enzymes and accumulation of sugars and starch. Plant Physiol. 79 : 852—855.

14. Ozbun, J. L., S. Hawker, E. Greenberg, C. Lammel, J. Preiss, and E. Y. C. Lee. 1973. Starch synthetase, phosphorylase, ADP-glucose pyrophosphorylase, and UDP-glucose pyrophosphorylase in developing maize kernels. Plant Physiol. 51 : 1—5.

15. Porter, G. A., D. P. Knievel, and J. C. Shannon. 1986. Carbohydrate transfer into maize kernels. In : Regulation of Carbon and Nitrogen Reduction and Utilization in Maize (J. C. Shannon, D. P. Knievel and C. D. Boyer, eds.) Amer. Soc. Plant Physiologists., Rockville, MD.

16. Porter, G. A., D. P. Knievel, and J. C. Shannon. 1987. Assimilate unloading from maize (*Zea mays* L. ) pedicel. I. Evidence for regulation of unloading by cell turgor. Plant Physiol. 83 : 131—136.

17. Preiss, J. 1982. Regulation of the biosynthesis and degradation of starch. Annu. Plant Physiol. 33 : 431—454.

18. Reed, A. J., and G. W. Singletary. 1989. Roles of carbohydrate supply and phytohormones in maize kernel abortion. Plant Physiol. 91 : 986—992.

19. Rufty, T. W., P. S. Kerr, and S. C. Huber. 1983. Characterization of diurnal changes in activities of enzymes involved in sucrose biosynthesis. Plant Physiol. 73 : 428—433.

20. Setter, T. L. and V. H. Meller. 1984. Reserve carbohydrate in maize stem- [14C] glucose and [14C] sucrose uptake characteristics. Plant Physiol. 75 : 617—622.

21. Smith, D. 1969. Removing and analyzing total nonstructural carbohydrates from plant tissues. Wis. Agric. Exp. Sta. Rip. No. 41.

22. Tollenaar, M., and T. B. Daynard. 1978. Dry weight, soluble sugar content. and starch content of maize kernels during the early postsilking period. Can. J. Plant Sci. 58 : 199—206.

23. Tsai, C. Y., F. Salamini, and O. E. Nelson. 1970. Enzymes of carbohydrate metabolism in the developing endosperm of maize. Plant Physiol. 46 : 299—306.

# Factors Affecting the Translocation of Carbohydrates from Cob to Kernels in Corn. 3. Carbohydrate Concentrations and Enzyme Activities of Apical and Basal Kernels during Kernel-Filling[1]

S. F. Lin and D. J. Liu[2]

## Summary

Corn hybrids Tainung 351 (TNG 351) and Tainung Yu 365 (TNGY 365) were used as experimental material. The two hybrids have the same maternal inbred but different paternal inbreds. The latter hybrid was superior to the former in kernel-filling characters. Field experiments were conducted in the fall crop season of 1986 and 1987 to study carbohydrate composition and activities of related enzymes for kernels positioned at the apical and basal portions of the ear. Similar analyses had also been made on the pith tissue of the cob. Kernel glucose concentrations decreased sharply since 7 days after siking (DAS) while concentrations of sucrose and total soluble sugars peaked at 13—20 DAS. With the only exception of sucrose, changes in carbohydrate composition during early kernel-filling was not able to explain the differences in filling characters of apical kernels between the two genotypes. Activities of sucrose synthase and ADPG-PPase of apical kernels were generally higher for TNGY 365 than for TNG 351, with the latter enzyme to be the most significant. In addition, enzymatic activities of the basal kernels were higher than those of the apical kernels. However, their impact on kernel filling was considered insignificant as the measured activities were adequate to account for the dry matter accumulation rate in either apical and basal kermels. Starch concentrations of apical and basal pith tissue at 3 DAS were as high as 46.7 and 29.4%, respectively. Corresponding values of TNC concentrations were 89.9 and 77.6%. Although the concentrations decreased thereafter, they were higher for apical pith and TNC concentration at maturity was over 20%, indicating ample carbohydrate supply up to the cob tissue. The unloading of carbohydrate from cob to kernels was suggested as more influential on kernel-filling. Activities of sucrose synthase, ADPG-PPase and invertase were suggested to be important in contributing the high pith starch conentration early after silking. However, their low activities throughout the filling period showed no significant functional role in carbohydrate translocation and kernel-filling.

Key words : Corn (*Zea mays* L.), Kernel filling, Carbohydrate metabolism, Enzyme activity.

---

1. Contribution No. 1652 from Taiwan Agricultural Research Institute. This study was supported by National Science Council, Executive Yuan, ROC (Porject Nos. NSC76—0409—B055—05 and NSC77—0409—B055—04) . The Corn Breeding Laboratory of TARI is acknowledged for supplying seeds of Tainung Yu 365 hybrid.
2. Respectively, Assistant and Senior Agronomist, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan 413, ROC.